Beiträge zur Kenntniss der Araceae IV.

von

A. Engler.

(Vergl. Bot. Jahrb. IV. Bd. p. 59.)

11. Über die Geschlechtervertheilung und die Bestäubungsverhältnisse bei den Araceen.

Die Auseinandersetzungen meines verehrten Freundes Prof. Warming über die Bestäubung bei *Philodendron bipinnatifidum* geben mir Veranlassung, in Kürze meine Beobachtungen über die Geschlechtervertheilung bei den Araceen und deren Bestäubungseinrichtungen mitzutheilen, obwohl es meine Absicht war, dieselben noch einige Zeit bis zu weiterer Vervollständigung zurückzuhalten und im Zusammenhang mit einer demnächst zu publicirenden Abhandlung über die Blütenmorphologie der Araceen zu veröffentlichen; in einer in De Candolle's Suites au Prodromus Vol. II erschienenen Monographie der Araceen war der Raum für ausführlichere Darstellung der morphologischen und biologischen Verhältnisse nicht gegeben. Die hier gegebenen Mittheilungen sollen vorzugsweise dazu dienen, andere Beobachter, namentlich in den Heimatsländern der Araceen zu weiteren Beobachtungen und zur Ausfüllung der vorhandenen Lücken anzuregen. Eine, wenigstens oberflächliche, Kenntniss der Blütenverhältnisse bei den Araceen glaube ich bei den meisten Lesern dieser Zeitschrift voraussetzen zu dürfen, da ja eine große Anzahl Araceen ziemlich allgemein in Gewächshäusern cultivirt werden und einige biologisch sich verschieden verhaltende Typen auch in unserm Gebiete vertreten sind.

Dass bei mehreren Araceengattungen, z. B. *Acorus*, *Pothos*, *Anthurium*, *Spathiphyllum*, *Urospatha* u. a. die Blüten mit einem Perigon versehen sind, dass ein solches andern Gattungen, wie *Stenospermation*, *Rhaphidophora* und den meisten Gattungen vom Typus unseres *Arum* fehlt, spielt für die Bestäubungsverhältnisse keine Rolle. Für diese kommt zunächst nur in Betracht, dass bei den einen die Blüten hermaphroditisch, bei den andern eingeschlechtlich sind, dass ferner in den hermaphroditischen Blüten meh-

rerer Gattungen Proterogynie, in solchen anderer Gattungen Verkümmerung der männlichen oder weiblichen Sexualorgane beobachtet wird.

Nackte Schnecken habe ich bis jetzt beobachtet auf den Blütenständen von *Anthurium coriaceum* Endl., *A. Martianum* C. Koch et Kolb im Aquarium des botanischen Gartens zu München[1]), von *Monstera pertusa* (L.) de Vriese im Palmenhaus des botan. Gartens zu Kopenhagen, von *Sauromatum venosum* Schott, im botan. Garten zu Kiel. Ferner beobachtete Warming Schnecken auf den Blütenständen von *Calla palustris* und neuerdings Trelease auf denen des nordamerikanischen *Symplocarpus foetidus* Salisb.[2]). Letzterer Beobachter bemerkt nach dem Referat im bot. Jahresbericht 1879, I, p. 137 ausdrücklich, dass die Schnecken Pollen verschleppen, hat aber außer den Schnecken zahlreiche Pollen sammelnde Honigbienen am Anfang der Blütezeit, ferner eine kleine Wanze und während der Hauptblütezeit zahllose kleine schwarze Fliegen beobachtet. Nehmen wir hierzu Delpino's Beobachtung an *Alocasia odora* C. Koch, diejenige Ludwig's an *Philodendron bipinnatifidum* Schott, so geht schon aus diesen wenigen Beobachtungen hervor, dass Schnecken auf Araceen-Typen vorkommen, die eine sehr verschiedenartige Geschlechtervertheilung zeigen. Ganz abgesehen davon, dass, wie Warming in seiner Abhandlung richtig bemerkt, das Vorkommen von Schnecken auf Pflanzen noch nicht ihre Beihülfe bei der Bestäubung beweist, ist schon aus dem Umstande, dass die Schnecken auf so verschiedenartig organisirten Blütenständen vorkommen, der Schluss zu ziehen, dass hier von einer »Anpassung« an die Schneckenbefruchtung nicht die Rede sein kann. Nichts destoweniger bin ich überzeugt, dass in einigen Fällen die Schnecken sehr wohl den Pollen der einen Blüte auf die Narbe der andern Blüte bringen und somit bei der Bestäubung mitwirken. Eine andere Frage ist freilich, ob dieselbe Erfolg hat. Dass die Schnecken durch den Geruch besonders angelockt werden, möchte ich nicht glauben, wenigstens ist bei *Anthurium* an den Kolben Nichts von Geruch zu bemerken; ob *Calla* solchen ausströmt, habe ich bis jetzt nicht beobachtet, die übrigen Gattungen allerdings, bei welchen Schneckenbesuch beachtet wurde, entwickeln sehr starken Geruch. Das Fressen ist den Schnecken in den Fällen, wo ich sie auf den Blütenständen der Araceen sah, nicht verwehrt und die Vermuthung Delpino's, dass bei *Alocasia odora* die (übrigens daselbst noch nicht beobachteten) Schnecken durch den ausgeschiedenen scharfen Saft der Scheide getödtet werden, möchte ich bezweifeln. So viel ist sicher, dass sie an den Blütenständen herumfressen.

Soweit meine Beobachtungen reichen, ist Befruchtung resp. Übertragung des Pollens auf die empfängnissfähige Narbe derselben Blüte bei den

---

1) Diese Beobachtung habe ich schon in meiner Monographie (l. c. p. 30) mitgetheilt.

2) Trelease: On the fertilization of *Symplocarpus foetidus*. — American Naturalist, Sept. 1879, p. 580.

Araceen in nur wenigen Fällen möglich, dagegen ist in vielen Fällen Befruchtung zwischen den Blüten desselben Kolbens möglich, wenn auch dieselbe in manchen Fällen erschwert ist. Als Gattungen, bei welchen Bestäubung innerhalb derselben Blüte möglich ist, führe ich *Stenospermation* und *Rhodospatha* an. Bei *Stenopermation pompayanense* Schott, das ich im botan. Garten zu Berlin blühend beobachtete, sind die Narben entschieden noch ganz lebenskräftig, wenn fast alle Staubblätter derselben Blüten ihre Antheren geöffnet haben und aus denselben die geschlängelten Pollenmassen heraustreten lassen. Der Kolben von der eigenen abstehenden Spatha umgeben, ist hängend und die Pollenmassen hängen alle herunter, resp. nach der Spitze des Kolbens zu. Hierbei kommt es nun hin und wieder auch vor, dass eine solche Pollenmasse über die noch empfängnissfähige Narbe derselben Blüte zu liegen kommt, der größte Theil der Pollenmassen aber reicht von der einen Blüte nach den Nachbarblüten hinüber, einige der Pollenmassen bleiben liegen, andere fallen etwas hinunter und gelangen so zu tiefer, oder richtiger, wenn wir die umgekehrte Stellung des Kolbens berücksichtigen, höher stehenden Blüten. *Rhodospatha blanda* Schott und auch die andern Arten dieser Gattung haben ähnlichen Blütenbau wie *Stenospermation,* jedoch ist hier die Inflorescenz nicht nickend, sondern aufrecht. Nur wenige der alleruntersten und obersten Blüten entwickeln sich nicht normal, alle übrigen dagegen erst die Narben und nachher die Antheren; die Narben sind trotz der Proterogynie zur Zeit der Verstäubung noch empfängnissfähig und schließlich ist die ganze Inflorescenz mit Ausnahme der alleruntersten und obersten Blüten von den herunterhängenden Pollenmassen bedeckt. Dasselbe Verhalten zeigt *Monstera pertusa* (L) de Vriese. Früher hatte ich geglaubt, dass, weil zur Zeit der Antherenreife die Narbenlappen schon etwas zusammenschließen, die Bestäubung innerhalb derselben Inflorescenz gehindert sei, ich finde aber bei mikroskopischer Untersuchung die Narbenpapillen und namentlich die Papillen des Griffelcanals zur Zeit der Bestäubung noch intact; es ist also die Bestäubung auf demselben Kolben sehr wohl möglich und selbst Bestäubung in derselben Blüte nicht ganz ausgeschlossen, wenn dieselbe auch dadurch erschwert ist, dass die der Narbe derselben Blüte oft aufliegenden Antheren sich nach außen öffnen und der Pollen demzufolge nicht auf die Narbe derselben Blüte gelangt. Wenn nun Schnecken diese Blütenstände besuchen, so werden sie mit ihrem Leib den Pollen verschleppen und von den unteren nach den oberen Blüten bringen oder umgekehrt. Aber es geht auch ohne die Schnecken, da der Pollen nach und nach herunterfällt. Da bei *Monstera* und ebenso bei *Rhaphidophora* und *Scindapsus* zwar zur Zeit des Verstäubens ein Theil der Narben noch empfängnissfähig sein kann, an den Fruchtständen aber fast alle Pistille mit Ausnahme der untersten und obersten in Früchte verwandelt sind, so ist anzunehmen, dass doch noch in einer andern Weise die Übertragung des Pollens besorgt wird, und zwar von einem älteren Kolben auf einen

jüngeren. Da bei den Gattungen *Monstera*, *Rhaphidophora*, *Scindapsus* fast immer einige Blütenstände unmittelbar nach einander entwickelt werden und dieselben nahe bei einander stehen, auch zur Zeit der Narbenentwickelung die Spatha sich etwas öffnet, so können sehr wohl Thiere, die den älteren Kolben besucht haben, auch in den jüngeren gelangen. Hierbei ist noch zu berücksichtigen, dass bei genannten Gattungen in den unteren Blüten die Staubblätter ganz unentwickelt bleiben, auch die Pistille keine normalen Eichen entwickeln, dagegen die Narben lange Zeit mit einem Tropfen süßen Saftes bedeckt sind. Die Insecten, welche den süßen Saft wegholen, werden beim Verlassen der Inflorescenz auch mit den Pollenmassen in Berührung kommen, wenn dieselben aus den Fächern hervorgestoßen sind und beim Besuch einer andern Inflorescenz, die erst die Narben entwickelt hat, abstreifen. Die genauere Feststellung der Thatsachen, namentlich die Ermittlung der vorzugsweise Pollen übertragenden Thiere, ist eine Aufgabe für die in den Tropen lebenden Botaniker.

In der Gattung *Anthurium* haben wir ebenfalls Zwitterblüten und Proterogynie. Hildebrand hat kürzlich das Blühen bei *Anth. Scherzerianum* Schott beschrieben[1]); das vereinzelte Hervortreten der Staubblätter, welches in dieser Beschreibung hervorgehoben wird, ist eine bei den Araceen ganz verbreitete Erscheinung; nicht bloß bei vielen Anthurien, sondern auch bei den vorher genannten Gattungen, auch bei unserer *Calla palustris* L. nehmen wir die succedane, zum Theil nicht an bestimmte Gesetze gebundene Streckung der Staubblätter wahr. Innerhalb der Gattung *Anthurium* machen sich aber doch noch einige Verschiedenheiten geltend; bei vielen Anthurien entwickeln sich ähnlich wie bei *A. Scherzerianum* die Staubblätter an einzelnen Blüten der verschiedensten Regionen des Kolbens, so z. B. bei *A. digitatum* Kunth und überhaupt bei Anthurien mit etwas kurzem Kolben. Ist dagegen der Kolben länger, wie z. B. bei *A. coriaceum* (Grah.) Endl., *A. Martianum* C. Koch et Kolb, *A. Maximilianum* Schott u. a., dann werden in den Blüten der unteren Hälfte oder der beiden unteren Dritttheile zuerst die Narben und dann die Staubblätter zu einer Zeit entwickelt, während welcher die Blüten des obern Kolbens noch vollständig geschlossen sind. In solchen Fällen entwickeln sich auch nur an dem untern und mittlern Theil des Kolbens Früchte, während der obere Theil häufig verwelkt. Trotz der Proterogynie bei *Anthurium* habe ich gefunden, dass oft noch an demselben Kolben, an welchem die Antheren ausstäuben, sich unvertrocknete Narben befinden; aber die Zahl derselben ist gering und es ist nicht recht einzusehen, wie bei ausschließlicher Bestäubung innerhalb desselben Kolbens fast alle Pistille zu Früchten werden sollten. Bei *Anthurium* wird der Pollen in pulveriger Form entleert. Die der Narbe aufliegenden Antheren sind nach ihrer Öffnung oft sehr lange Zeit mit dem Pollen bedeckt, der aber, von den nach außen

1) Bot. Centralbl. 1883, Nr. 10.

aufspringenden Loculamenten abgegeben, nicht auf die Narbe derselben Blüte gelangen kann. Wie schon oben erwähnt, sind Schnecken von mir auf Anthurien beobachtet worden; da das Blühen der Anthurien sehr lange dauert, auch die Narben einige Tage empfängnissfähig bleiben, der Kolben frei und nicht von der Spatha eingeschlossen ist, so haben hier Schnecken mehr als bei den andern bis jetzt betrachteten Araceen-Gattungen Aussicht, bei dem Bestäubungswerk sich auch nützlich zu erweisen. Aber auch hier möchte ich nicht von einer »Anpassung« an Schneckenbefruchtung sprechen; man ist heutzutage viel zu sehr geneigt, in jeder Organisation, welche gewisse Verrichtungen ermöglicht, sofort eine Anpassung an einzelne dieser Verrichtungen zu erblicken. Ebenso gut, wie die doch nur selten auf den Anthurien beobachteten Schnecken, können auch kleine mir nicht bekannte Käferchen, welche auf den Anthurien herumkriechen, Pollen verschleppen und bestäuben. In unsern Gewächshäusern beobachtet man auch nicht selten Blattläuse, mit Pollen reich beladen, auf den Anthurien herumkriechend. Wenn auch bei den Anthurien die einzelnen Blüten oft regellos ihre Staubblätter strecken, so geht doch anderseits die proterandrische Entwickelung der Narben am Kolben von unten nach oben vor sich. Da nun die unteren Blüten der jüngeren Kolben empfängnissfähige Narben besitzen, während die Antheren des älteren Kolbens Pollen entleeren, so werden für den Fall, dass Wind oder Thiere den Blütenstaub wegtragen, die Pistille der unteren Blüten auch hier begünstigt. Wohl zu beachten ist, dass bei *Anthurium* die auf einander folgenden Inflorescenzen nicht so benachbart sind, als bei *Monstera*, *Rhaphidophora* und *Scindapsus*. Blüht ein *Anthurium* einmal, dann tragen auch alle dem Blüten tragenden Sprosse folgende Sprosse des Sympodiums Blütenkolben; aber die succedanen Inflorescenzen divergiren von einander in der Regel um etwa $^2/_5$ des Umfanges. Dabei sind die Inflorescenzen nur weniger Arten durch ihre Spatha oder Kolben so auffallend, als dies bei *Anthurium Scherzerianum* Schott oder *A. nymphaeifolium* C. Koch et Bouché der Fall ist; ein anlockender Geruch ist auch nicht vorhanden, nur der süße von den Narben ausgeschiedene Saft kann als ein Anlockungsmittel angesehen werden.

Calla palustris L. verhält sich in mancher Beziehung ähnlich wie *Anthurium*. Die Staubblätter sind zwar nicht unter einem Perigon versteckt, wie bei dieser Gattung; aber sie sind zu der Zeit, wo die Pistille ihre Narben ausbreiten, kurz und geschlossen. Wenn die Narben abgestorben sind, dann strecken sich einzelne Staubblätter und zwar ebenso wie bei *Anthurium* ganz regellos; reichten sie zur Zeit der Narbenreife kaum bis zur Hälfte der Pistille, so reichen sie nun bis an die Narben; aber diese sind jetzt in den meisten Blüten schon abgestorben, daher Übertragung des Pollens durch Thiere auf jüngere Kolben von Vortheil.

Ferner hatte ich Gelegenheit, mehrere Arten der Gattung *Spathiphyllum* lebend zu beobachten. Die Proterogynie ist auch hier sehr auffallend; dazu

kommt noch, dass bei einzelnen Arten, so bei dem schönen *Sp. cochleari-spathum* (Liebm.) Engl. der lange conische Griffel die Staubblätter auch zur Zeit der Pollenentleerung weit überragt. Die Bestäubung innerhalb derselben Blüte ist also sehr erschwert; dagegen ist auch hier Bestäubung zwischen den Blüten desselben Kolbens nicht ausgeschlossen; denn ich fand zur Zeit der Antherenreife und Pollenentleerung die Narbenpapillen noch nicht vertrocknet. Ein Windstoß wird hier leicht eine Wolke von Blütenstaub aufwirbeln, der dann auch auf die Narben derselben Inflorescenz gelangt. Übrigens besitzt die erwähnte Art auch in ihrem sehr starken und angenehmen Geruche ein Anlockungsmittel, das noch durch den leuchtenden hellgelben Kolben verstärkt wird. Einige andere Arten, wie *Spathiphyllum floribundum* haben weiße Scheiden und fallen dadurch auf, während andere weniger auffallende Inflorescenzen besitzen.

Von *Gymnostachys anceps* RBr., welche ebenfalls Zwitterblüten besitzt, konnte ich reichliches in Alkohol conservirtes Material untersuchen; auch hier waren die Narben an den mit geöffneten Antheren versehenen Kolben zum Theil noch in demselben Zustande, wie die Narben derjenigen Blüten, welche ihre Antheren noch nicht unter den Perigonblättern hervorgestreckt hatten. Die Beschaffenheit der Narben gestattet also auch hier Bestäubung auf demselben Kolben, jedoch ist hier die Zahl der succedan entwickelten Kolben eine sehr große[1]), in unmittelbarer Nachbarschaft der ausstäubenden Inflorescenzen befinden sich jüngere mit vollkommen empfängnissfähigen Narben, ein Luftzug muss hier nothwendig Blütenstaub von einem älteren Kolben auf die Narben eines jüngeren bringen. Insecten werden dasselbe thun können.

Ähnlich wie *Gymnostachys* verhält sich auch *Pothoidium*, bei welcher Gattung ebenfalls zahlreiche Inflorescenzen einander genähert sind. Bei der Gattung *Pothos* zeigen wohl die einzelnen Blüten ein gleiches Verhalten, wie bei *Gymnostachys*, aber die Blütenstände sind bei vielen Arten weiter von einander entfernt.

Auch alle übrigen zwitterblütigen Araceen sind proterogynisch; inwieweit die Narben zur Zeit der Bestäubung noch empfängnissfähig sind, ist in jedem einzelnen Fall erst zu constatiren.

Bei den Gattungen *Urospatha* und *Ophione*, deren von einer concaven dunkel gefärbten Spatha eingeschlossene Inflorescenz in ihrem obern Theil sich ähnlich wie *Anthurium* zu verhalten scheint, sind die Blüten der unteren Kolbenhälfte steril, obwohl sie Androeceum und Gynoeceum besitzen.

Bei den monotypischen, mit einander nahe verwandten Gattungen *Zamioculcas* und *Gonatopus* finden wir der Anlage nach hermaphroditische Blüten; aber in den unteren die Antheren, in den oberen die Pistille ver-

1) Vergl. A. Engler, Über Sprossverhältnisse der *Araceae* in Nova Acta Leop. Carol. Nat. Cur. XXXIX, Nr. 2, p. 171, tab. 1, Fig. 3.

kümmert, bei *Gonatopus* ist zwischen den männlichen und weiblichen Blüten keine Einschnürung vorhanden, die Spatha aber nur schwach eingeschnürt, bei *Zamioculcas* hingegen ist die Spatha stark eingeschnürt, und diese Einschnürung sondert zugleich die männliche und die weibliche Inflorescenz. Auch hier finden wir die Narben der weiblichen Blüte vor den Antheren der männlichen Blüten entwickelt. Wir haben bei diesen Pflanzen den Anfang der Entwickelung, welche bei der größeren Anzahl von Araceen entschiedener zum Ausdruck kommt. Es ist wohl anzunehmen, dass die unteren Blüten deshalb weiblich geworden sind, weil sie öfter befruchtet wurden und bei den auf einander folgenden Generationen zur Samenbildung gelangten, während dies mit den oberen Blüten nicht der Fall war.

Erheblich anders als alle bis jetzt erwähnten zwitterblütigen Gattungen verhält sich *Dracontium polyphyllum* L., dessen Kolben im Gegensatz zu denen der vorher betrachteten Araceen von oben nach unten aufblühen. Proterogynie findet auch hier statt und die Staubblätter werden nur halb so lang, als die Pistille; wenn aber die Staubblätter der oberen Blüten ausstäuben, sind die Narben der unteren noch nicht lange entwickelt worden, es können also die unteren Blüten von den oberen durch Herabfallen des Blütenstaubes befruchtet werden. Da die Griffel sich stark nach oben biegen, so ist auch der Fall möglich, dass die Narbe einer untern Blüte mit den Antheren einer oberen direct in Verbindung gebracht wird, wir würden also hier Nachbarbefruchtung zwischen den Blüten eines Kolbens haben, doch kann Sicheres auch nur im Vaterland dieser Pflanze ermittelt werden.

Ganz ähnlich scheint sich *Symplocarpus foetidus* Salisb. zu verhalten. In dem Referat über die obenerwähnte Notiz von Trelease (Bot. Jahresber. 1879, I, p. 137) ist nicht angegeben, ob die Kolben ihre Blüten von oben nach unten entwickeln; ich habe aber mehrere getrocknete Exemplare meines Herbars untersucht und gefunden, dass 1) die Blüten proterogyn sind und ihre Griffel wie bei Calla weit hervorragen, während die Antheren noch unter den Perigonblättern versteckt sind, dass 2) die Entwickelung der Blüten von oben nach unten erfolgt und die Staubblätter der oberen Blüten weit hervortreten, während dies bei den unteren noch nicht der Fall ist. Zur Zeit des Ausstäubens legen sich die Antheren zurück; da aber ihre Thecae sich durch seitliche Spatha öffnen, so kann der Pollen bequem herausfallen und auf die Narben der untern Blüten gelangen. So ist also hier Bestäubung innerhalb derselben Inflorescenz sehr erleichtert, auch wenn keine Schnecken dazu kommen. Die von Trelease beobachteten Honigbienen und Fliegen werden aber, sobald mehrere Blütenstände auf einem Raum vorhanden sind, auch für Übertragung auf andere Inflorescenzen sorgen.

Es bleiben nun die zahlreichen Gattungen übrig, bei denen derselbe Kolben oben männliche, unten weibliche Blüten trägt. Bei einigen dieser Gattungen ist das Verhältniss der Blüten zu einander schon mehrfach unter-

sucht und festgestellt worden, dass nur die Bestäubung der weiblichen Blüten eines Kolbens durch den Blütenstaub eines anderen Keimung des Pollenkorns auf der Narbe und Befruchtung zur Folge haben kann, weil zur Zeit des Ausstäubens der Antheren die Narben der weiblichen Blüten an demselben Kolben nicht mehr empfängnissfähig sind. Dies ist jedoch nicht allgemein der Fall. Sehen wir zunächst, in welcher Weise die Lage beider Inflorescenzen Bestäubung innerhalb derselben Spatha ermöglichen würde, wenn die Empfängnissfähigkeit der Narben mit dem Ausstäuben der Antheren zusammenfiele. Wo ich das Letztere beobachtet habe, füge ich ein ! bei. Die Mannigfaltigkeit der Fälle findet in folgender Übersicht ihren Ausdruck.

1. Die Spatha schlägt sich zurück und die Inflorescenzen sind ganz frei: *Oligogynium Poissoni* Engl. von Gabun in Westafrika.

2. Die aufrechte Spatha ist nicht oder nur wenig eingeschnürt, die Inflorescenzen sind vorn ihrer ganzen Länge nach fast oder vollständig frei und der Außenwelt zugänglich: *Anchomanes*, *Ariopsis peltata* Graham, *Steudnera colocasiaefolia* C. Koch!, *Aglaonema commutatum* Schott, *Chamaecladon pygmaeum* (Hassk.) Engl.

3. Die (aufrechte) Spatha ist nicht oder nur wenig eingeschnürt, die Inflorescenz ist allseitig oder wenigstens vorn von der trichterförmigen oder cylindrischen Wandung der unteren und mittleren Spatha durch einen ziemlich großen Zwischenraum getrennt, so dass die auf die Inflorescenz gelangenden Thiere, seien es Insecten, seien es Schnecken, sich leicht von dem einen Theil der Inflorescenz auf den anderen begeben können: *Arisarum vulgare* Targ. Tozz.!, *Arisaema* (mehrere Arten, viele andere diöcisch), *Plesmonium margaritiferum* Schott, *Rhaphiophallus Hohenackeri* Schott, *Amorphophallus dubius* Blume, *bulbifer* Blume u. a., *Hydrosme Rivieri* Durieu (Engl.) und andere, *Zantedeschia aethiopica* (L.) Spreng.!, *Mangonia Tweediana* Schott, *Taccarum peregrinum* (Schott) Engl. u. a., *Staurostigma Luschnathianum* C. Koch u. a., *Dieffenbachia Seguine* Schott! u. a., *Zomicarpa Pythonium* Schott u. a.

4. Spatha oberhalb der beiden Inflorescenzen eingeschnürt, dagegen zwischen denselben gar nicht oder nur unmerklich; die männliche Inflorescenz nicht aus der Spatha heraustretend. Hierher folgende bekannte Formen:

Cryptocoryne mit zahlreichen Arten, *Biarum tenuifolium* Schott u. a., *Arum maculatum* L., *A. italicum* Mill., *A. orientale* M. Bieb. (alle nur für Fremdbestäubung empfängnissfähig), *Helicodiceros muscivorus* (L.) Engl. (ebenso), *Dracunculus vulgaris* Schott, *Helicophyllum Rauwolffii* Schott. Hierher kann man auch *Stylochiton natalensis* Schott rechnen, wo die Spatha längs der Inflorescenz bis auf einen kurzen, dann nach oben sich fortsetzenden Spalt geschlossen ist.

5. Spatha zwischen den beiden Inflorescenzen nicht eingeschnürt; aber zwischen denselben eine scharf scheidende Querleiste bildend: *Pinellia tuberifera* Ten. Ausgeprägte Proterogynie. Passage zwischen männlicher und weiblicher Inflorescenz nur 1 Quadratmillimeter groß.

6. Spatha zwischen beiden Inflorescenzen leicht eingeschnürt; männliche Inflorescenz oben etwas heraustretend: *S. venosum* Schott, *Peltandra virginica* Raf., *Hapaline Benthamiana* Schott, *Philodendron cannaefolium* Mart.! *Ph. Simsii* Kunth!, *Ph. fragrantissimum* Kunth!, *Ph. pinnatifidum* Kunth!, *Ph. Wendlandii* Schott! u. a., *Homalomena rubescens* Kunth!, *H. coerulescens* Jungh.! Hierher auch *Colocasia Marschalli* (Hort.) Engl., bei welcher die Spatha zwischen den fertilen Inflorescenzen nur leicht, zwischen der fertilen und sterilen männlichen Inflorescenz aber stark eingeschnürt ist.

7. Spatha zwischen beiden Inflorescenzen stark eingeschnürt, die männliche Inflorescenz frei. Passage von der männlichen zur weiblichen Inflorescenz oft sehr eng und nur für sehr kleine Thiere Raum gebend: *Typhonium divaricatum* Decaisne!, *Remusatia vivipara* Schott!, *Colocasia antiquorum* Schott, *Alocasia zebrina* C. Koch et Veitch!, *A. odora* C. Koch, *A. macrorrhiza* Schott (bei diesen fast vollständiger Verschluss des weiblichen Kessels durch die Einschnürung der Spatha), *Caladium bicolor* Vent. u. a.!, *Xanthosoma Mafaffa* Schott!, *X. helleborifolium* Schott! u. a., *Syngonium Vellozianum* Schott u. a., *Culcasia scandens* P. Beauv.

8. Wie vorige; aber die eingeschnürte Spatha zwischen den beiden Inflorescenzen dem Kolben dicht anliegend, so dass die Passage zwischen den sich bedeckenden, aber etwas von einander abstehenden Rändern des Tubus erfolgt; Spatha oberhalb der männlichen Inflorescenz nochmals eingeschnürt: *Gonatanthus sarmentosus* Klotzsch.

9. Wie 7; aber die männliche Inflorescenz von der Spatha bedeckt und schwer zugänglich: *Schismatoglottis rupestris* Zoll. et Moritzi!

10. Männliche Inflorescenz von der weiblichen durch den seitlich zu einer Scheidewand erweiterten mit der Spatha verwachsenen Kolben geschieden. Die auf diese Weise gebildeten Kammern durch nicht zu enge Passage zwischen dem Kolbenende und der oberen vorn übergebogenen Spatha verbunden: *Ambrosinia Bassii* L.

11. Blüten eingeschlechtlich; aber die männlichen Blüten 2 mittlere Reihen, die weiblichen 2 äußere Reihen bildend; die ganze Inflorescenz offen: *Spathicarpa hastifolia* Hook. u. a., *Spathantheum Orbignyanum* Schott. Die weiblichen Blüten vor dem Ausstäuben der Synandrien empfängnissfähig, nachher nicht mehr.

Den größten Theil der hier angeführten Araceen habe ich lebend untersucht. Von vielen hat mir aber nur eine Inflorescenz zur Verfügung gestanden, ferner war ich bei Seltenheit des Materials genöthigt die Blütenstände bald nach Entwicklung der Narben behufs weiterer morphologischer Untersuchungen in Sicherheit zu bringen, um so mehr, als in den Ge-

wächshäusern nicht selten die Blütenstände vor dem Ausstäuben der Antheren verderben. Aus diesen Gründen ließ sich nicht überall constatiren, ob zur Zeit des Ausstäubens ein Theil der Narben noch empfängnissfähig ist. In einer ganzen Anzahl von Fällen ist dies sicher nicht der Fall und daher eine Befruchtung durchaus nur durch Übertragung des Pollens aus einer andern Inflorescenz erreichbar, so bei *Arum italicum* Mill.[1]), *A. maculatum* L.[2]), *A. orientale* M. Bieb.[3]), ferner *Dracunculus vulgaris* Schott.[4]), *Helicodiceros muscivorus* (L. fil.) Engl.[5]), *Pinellia tuberifera* Ten.[6]), *Spathicarpa hastifolia* Hook. Von den genannten Arten sind nur die 3 *Arum* und *Helicodiceros* Fliegenfallen.

Diesen Fällen stehen diejenigen gegenüber, bei welchen, wie durch ein beigesetztes ! angedeutet ist, die Narben zur Zeit des Ausstäubens noch empfängnissfähig sind[7]) und diejenigen, bei denen dies Verhalten noch nicht genügend geprüft ist. Wie aus der oben gegebenen Aufzählung hervorgeht, ist in allen Fällen die Communication zwischen männlicher und weiblicher Inflorescenz möglich, es befindet sich ferner die weibliche

---

1) Delpino: Ulteriore osservazione etc. p. 17—21; Hildebrand in Bot. Zeitg. 1870, p. 589—591. Bestäuber: Dipteren aus den Gattungen *Psychoda* und *Sciara*.

2) H. Müller: Befruchtung der Blumen, p. 72.

3) Von mir selbst zuerst beobachtet. Die Pflanze entwickelt vor dem Ausstäuben einen abscheulichen Aasgeruch; Bau der Inflorescenz wie bei *Arum maculatum*; aber die ganze Spatha dunkel-purpurfarben, fast schwarz. Bestäuber: *Limosina limosa* Fall. in überwiegender Mehrzahl, *Borborus geniculatus* Macq. und *Chironomus stercorarius* Deg.

4) Arcangeli: Osservazioni sul *Dracunculus vulgaris* Schott in Nuovo Giorn. bot. ital. 1879, p. 24—41 und Osservazioni sull' impollinazione in alcune Aracee, ebenda 1883, p. 72—84. Bestäuber: Aaskäfer, namentlich *Saprinus nitidulus* Payk., nicht Fliegen. Durch Versuche wurde erwiesen, dass die Bestäubung in derselben Inflorescenz nicht zur Fruchtbildung führe.

5) Schnetzler in Comptes rendus 1879, p. 508; Arcangeli in Nuovo Giorn. bot. ital. 1879, p. 24—41 und 1883, p. 75—81. Bestäuber: Dipteren, namentlich *Somomyia Caesar* Rdn. Auch von mir beobachtet.

6) Breitenbach: Die Blüteneinrichtung von *Arum ternatum* Thunb. in Bot. Ztg. 1879, p. 688 ff. — H. Müller: Berichtigung etc. ebenda, p. 838. Die zwischen der männlichen und weiblichen Kammer der Inflorescenz befindliche nur 1 Quadratmillimeter große Passage ist zur Zeit der Narbenreife geöffnet, ebenso zur Zeit der Antherenreife. Da zur Zeit des Ausstäubens die Narben nicht mehr empfängnissfähig sind, so hat der wenige durch die Öffnung herunterfallende Pollen keinen Erfolg. Dass die Mücken, welche auch ich wie Breitenbach reichlich als Besucher vorfand, nur durch den bei der Reife der Pistille sich bildenden unteren Spalt der Spatha in's Freie gelangen können, muss ich bestreiten, sie kriechen auch oben aus der Kammer heraus und nehmen, wenn nun die Ausstäubung begonnen, den Pollen hinweg, um ihn auf andern Blütenständen abzusetzen. Die Zahl der besuchenden Mücken ist sehr groß und so erklärt sich auch die reichliche Fruchtbildung, trotzdem die Vermehrung der Pflanze durch die auf den Blättern gebildeten Knöllchen gesichert ist.

7) Streng genommen kann die Empfängnissfähigkeit nur durch zahlreiche Experimente geprüft werden; wenn ich hier die Narben als empfängnissfähig bezeichne, so sage ich damit nur, dass ich die Narbenpapillen noch nicht vertrocknet gefunden habe.

Inflorescenz (außer bei *Ambrosinia*) unter der männlichen, so dass ein Theil des herabfallenden Pollens auch auf die Narben der weiblichen Blüten gelangen kann. Es ist aber wohl zu berücksichtigen, dass in einigen Fällen die Staminodien einen Theil des herabfallenden Pollens auffangen, so bei den meisten *Philodendron*, bei *Sauromatum*. Der größte Theil des herabfallenden Pollens fällt da, wo die Spatha weiter absteht (dies ist namentlich zur Zeit der Ausstäubung auch bei allen *Philodendron* der Fall) in den Kessel. Wo aber, wie bei *Typhonium divaricatum*, bei *Caladium bicolor*, bei *Remusatia vivipara*, bei *Alocasia zebrina* u. a. die Einschnürung der Spatha dem an dieser Stelle ebenfalls eingeschnürten Kolben dicht anliegt, da dient der untere löffelförmige Theil der oberen Spatha dazu, den Blütenstaub aufzufangen. Es ist klar, dass die durch die auffallende Farbe der genannten Arten angelockten Insecten auch mit dem ausgestäubten Pollen in Berührung kommen und ihn forttragen. Es würden also in diesem Falle die in den Kessel eindringenden Insecten den Pollen eines Blütenstandes auf die Narben eben desselben bringen, ebenso wie auch der auf dem Grunde des Kessels angesammelte Pollen sehr leicht durch die in den Kessel gelangten Insecten auf die dicht dabei befindlichen weiblichen Blüten gebracht werden kann. Dennoch dürfte viel häufiger Bestäubung durch den aus andern Blütenständen mitgebrachten Pollen erfolgen. Es entwickeln nämlich fast alle hier angeführten Arten, namentlich alle *Philodendron*, mehrere *Alocasia*, *Sauromatum*, *Typhonium* in ihrem Kessel zur Zeit der beginnenden Empfängnissfähigkeit der Narben einen mehr oder weniger angenehmen Geruch (der sich bei *Sauromatum* später in einen sehr unangenehmen verwandelt); es ist also anzunehmen, dass die Insecten alsbald in den Kolben eindringen werden, sobald sie durch den Geruch angelockt werden; zu dieser Zeit haben aber die Antheren noch nicht ausgestäubt; dies erfolgt später; demnach werden die noch im Kessel befindlichen Insecten von dem herunterfallenden Pollen zum Theil bedeckt werden, sie werden aber auch da, wo der Pollen, wie bei *Typhonium* auf der Spatha angesammelt wurde, denselben dort abstreifen[1]), sie werden aber auch dem als Leitstange dienenden Kolben folgend die männliche Inflorescenz ablaufen und von ihr den so oft in wurmförmigen Massen aus den Antheren heraushängenden Pollen mitnehmen, um ihn bei dem Besuch des nächsten seine Narben entwickelnden und einen angenehmen Geruch ausströmenden Blütenstandes dort auf die weiblichen Blüten zu bringen. Welche Thiere nun bei den angeführten Gattungen und Arten die Bestäubung vorzugsweise verrichten, kann schwerlich in den Gewächshäusern

---

1) Die Passage ist nicht immer in der Nähe der Sammelstelle, so befindet sich dieselbe z. B. bei *Typhonium divaricatum* vorn, während auf der zurückgebogenen Spatha der Pollen meistens hinten abgesetzt wird; doch dürften wohl nicht selten die Insecten vor dem Verlassen des Blütenstandes von der Passage aus noch einen kleinen Rundgang machen, der sie mit dem abgeladenen Pollen in Berührung bringt.

festgestellt werden. An zufälligen Befruchtern fehlt es nicht, ich habe Blattläuse reichlich mit Pollen beladen auf den Blütenständen von *Typhonium divaricatum* und *Philodendron cannaefolium* gefunden, ich habe auch Fliegen in den Inflorescenzen von *Sauromatum* gefunden, bin aber keineswegs geneigt, die Blattläuse nun sofort als die zu genannten Arten gehörigen Befruchter anzusehen und in der Organisation der Blütenstände sofort eine »Anpassung« an die gerade zufällig darauf beobachteten Thiere anzunehmen. Dass die in den Gewächshäusern zufällig vorkommenden Bestäuber nicht ganz ohne Nutzen sind, geht daraus hervor, dass es bei vielen Araceen nicht selten zur Fruchtbildung kommt. Da nach Warming's Beobachtung im Vaterlande des *Philodendron bipinnatifidum* die Käfer die Blütenstände in großer Masse besuchen, so sind sie jedenfalls als die regulären Bestäuber anzusehen; da die Narben zur Zeit des Ausstäubens noch empfängnissfähig sind, so kann die Befruchtung auch durch Pollen desselben Kolbens erfolgen, wegen der vorausgehenden Entwickelung des anlockenden Geruches ist es aber wahrscheinlicher, dass ein Theil der eindringenden Käfer mit dem Blütenstaub eines älteren Blütenstandes in den Kessel eindringt, sowie auch, dass die letzten Besucher beim Verlassen des Kessels von dem nun ausstäubenden Kolben die Pollenmassen abstreifen und wieder nach anderen Blütenständen tragen, die ja hier an ein und derselben Pflanze stets in großer Zahl entwickelt werden.